桉树与红锥混交对土壤养分及林下植物功能群的影响

陈秋海[1]，周晓果[1,2]，朱宏光[1,3*]，温远光[1,3]，王磊[1]，邵文哲[1]，张彧娜[1]

（1. 广西大学 林学院 广西森林生态与保育重点实验室，南宁 530004；2. 广西科学院生态产业研究院，南宁 530007；3. 广西友谊关森林生态系统定位观测研究站，广西 凭祥 532600）

摘 要：桉树人工林对生态环境的影响一直是全球性争议的热点问题，桉树与珍贵乡土树种混交的生态环境效应备受关注。为探究桉树混交营林措施对林地土壤养分及林下植物功能群的影响，该研究以桉树纯林(PE)、桉树×红锥混交林(MEC)和红锥纯林(PCH)为对象，开展了林下植物群落及环境因子的调查测定。研究结果揭示，不同林分的土壤理化性质具有显著差异，混交林的土壤 pH、有效氮(AN)和速效磷(AP)含量显著高于纯林；而土壤含水量(SMC)、有机碳(SOC)、总氮(TN)含量及 C:N 和 C:P 在混交林中没有显著优势，并呈现 PE<MEC<PCH 的趋势；土壤容重(SBD)和全磷(TP)含量则呈现 PE>MEC>PCH 的趋势。混交林显著增加林下木本植物功能群(WFG)的物种丰富度，而 PCH 显著增加蕨类植物功能群(FeFG)的物种丰富度。混交林的 WFG 和禾草植物功能群(GFG)的重要值均显著高于红锥纯林，而红锥纯林 FeFG 的重要值显著高于混交林。主坐标分析结果表明，混交林与桉树纯林的林下植物功能群组成差异不显著，但与红锥纯林的差异显著；冗余分析结果揭示了 AN 和 AP 是 WFG 占优势的主要影响因子，SMC、TN 和 SOC 是 FeFG 占优势的主要影响因子，SBD 是 GFG 占优势的主要影响因子。研究结果表明，在南亚热带地区桉树与红锥混交在一定程度上能够提高林地土壤养分的有效性和林下植物多样性。

关键词：桉树×红锥混交林，植物多样性，物种丰富度，土壤理化因子，人工林生态系统

中图分类号：　　　文献标识码：A　　　文章编号：

Effects of a mixture of *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* on soil nutrients and understory plant functional groups

CHEN Qiuhai[1], ZHOU Xiaoguo[1, 2], ZHU Hongguang[1, 3*], WEN Yuanguang[1, 3], WANG Lei[1], SHAO Wenzhe[1], ZHANG Yuna[1]

(1. *Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation, College of Forestry, Guangxi University,* Nanning 530004,Guangxi, China; 2. *Institute of Ecological Industry, Guangxi Academy of Sciences,* Nanning 530007, China; 3. *Guangxi Youyiguan Forest Ecosystem Research Station,* Pingxiang 532600, Guangxi, China)

Abstract: The impact of *Eucalyptus* plantations on the ecological environment has been a hot topic of controversy

---

收稿日期：2020-12-22

基金项目：国家自然科学基金项目(31860171；31560201)；广西重点研发计划项目(2018AB40007)；中国博士后科学基金项目(2019M663409)；广西自然科学基金项目(2017GXNSFAA198114)；广西高等学校重大科研项目(201201ZD001)；广西森林生态与保育重点实验室开放课题(QZKFKT2019-01)；广西林业厅（桂林科字[2009]第八号）科研项目资助 [Supported by the National Natural Science Foundation of China (31860171；31560201); Key Science and Technology Program of Guangxi (2018AB40007); China Postdoctoral Science Foundation (2019M663409); Natural Science Foundation of Guangxi (2017GXNSFAA198114); Major Scientific Research Program of Guangxi Colleges and Universities (201201ZD001); Open Foundation of Guangxi Key Laboratory of Forest Ecology and Conservation（QZKFKT2019-01); Scientific Research Program of Guangxi Forestry Department ([2009] No. 8)]。

作者简介：陈秋海(1993-)，硕士研究生，研究方向为森林生态学，(E-mail)1213203168@qq.com。

***通信作者**：朱宏光，硕士，副研究员，研究方向为森林生态学，(E-mail)xu980307@163.com。

worldwide. The ecological and environmental effects of a mixture of *Eucalyptus* and precious native tree species have attracted much attention. In order to explore the effects of management measures in mixed plantations on soil nutrients and understory plant functional groups, we assessed the understory plant communities and environmental factors using pure *Eucalyptus* plantations (PE), mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantations (MEC), and pure *C. hystrix* plantations (PCH). We found significant differences in the physicochemical properties of soil in the different stands. The soil pH, available nitrogen (AN) content, and available phosphorus (AP) content were significantly higher in MEC than in PE and PCH. However, we noted no significant advantages in terms of the soil moisture content (SMC), soil organic carbon (SOC) content, total nitrogen (TN) content, C:N ratio, and C:P ratio in MEC, with a trend of PE < MEC < PCH. On the other hand, the soil bulk density (SBD) and total phosphorus (TP) content showed a trend of PE > MEC > PCH. MEC significantly increased the species richness of the understory woody functional group (WFG), while PCH significantly increased the species richness of the ferns functional group (FeFG). The importance value of WFG and the Gramineae functional group (GFG) was significantly higher in MCH than in PCH, while the importance value of FeFG was significantly higher in PCH than in MCH. Principal coordinate analysis revealed no significant difference in the composition of understory plant functional groups between MEC and PE but revealed a significant difference between MEC and PCH. Moreover, redundancy analysis revealed that AN and AP were the main factors influencing the dominance of WFG. SMC, TN content, and SOC content were the main factors influencing the dominance of FeFG, while SBD was the main factor influencing the dominance of GFG. Thus, the mixture of *Eucalyptus* and *C. hystrix* could improve the availability of soil nutrients and the diversity of understory plant communities to some extent in subtropical China.

Key words： Mixed *Eucalyptus* and *C. hystrix* plantations, soil nutrient, plant diversity, species richness, plant functional group

桉树(*Eucalyptus* spp.)原产于澳大利亚、菲律宾、巴布亚新几内亚以及印度尼西亚(黄国勤和赵其国，2014)，是世界上种类最多、生长最快、用途最广泛的树种之一。目前，桉树已在全球热带、亚热带地区广泛引种栽培(Edgard, 1999; Thurnbull, 2003; Turnbull, 1999)。在我国，桉树人工林占据重要地位，2019 年桉树人工林面积已突破 546 万 hm^2，在国家木材安全保障及应对气候变化中发挥了重要作用(温远光等，2018；温远光等，2019)。然而，在桉树人工林的传统经营中，人们往往只注重营林措施对林木和林分木材产量的作用，极少关注营林措施对林下植被、植物多样性、植物功能群、土壤理化性质等的影响，结果导致桉树人工林生态服务功能减弱、木材生产与生态服务失衡(温远光等，2019)，从而引发地力衰退、生物多样性下降、生态系统稳定性弱化等一系列争议(王震洪等，1998；温远光，2008；温晶等, 2010)。有学者指出桉树的生态问题并非桉树树种问题，而是世界人工林经营管理普遍存在的共性问题(罗佳等，2017)，实践证明，应用生态营林理论与技术营造的桉树人工林可以取得很好的生态效益与经济效益(温远光等，2020)。因此，科学合理地经营桉树人工林，可使其达到木材生产与生态服务功能相平衡，实现桉树人工林的可持续经营。

林下植被是构成人工林生态系统的重要组成部分，也是人工林生态系统中物种多样性的主要组成部分，越来越多的研究表明，林下植被对维持人工林生态系统结构和功能发挥着至关重要的作用，尤其在维持人工林生态系统稳定性、调控地上地下养分循环及能量转化、促进生物多样性发展等方面发挥着不可替代的作用(Gilliam, 2007；Wu et al., 2011；Fei et al., 2016；Wen et al., 2019）)。但以往对林下植被多样性的研究主要集中在灌草层的种类特征及数量统计分析方面，不能很好地解释林下植被物种间的复杂性及其在森林生态系统中的运作机制。已有研究表明，植物功能群的组成是影响群落生产力及其稳定性的主要因子(Hooper & Vitousek, 1997；Hooper, 1998)。许多学者指出，植物功能群能更好地解释具有相似适应特征的植物物种在生态系统中的作用，可以反映植被随环境的动态变化，能够有效解释生态系统

的构建机制，是评价生态系统结构和功能变化的重要依据(Miller & Chamberlain, 2008；唐海萍和蒋高明，2000；Díaz et al., 1999；Petchey, 2004；范高华等，2016)。

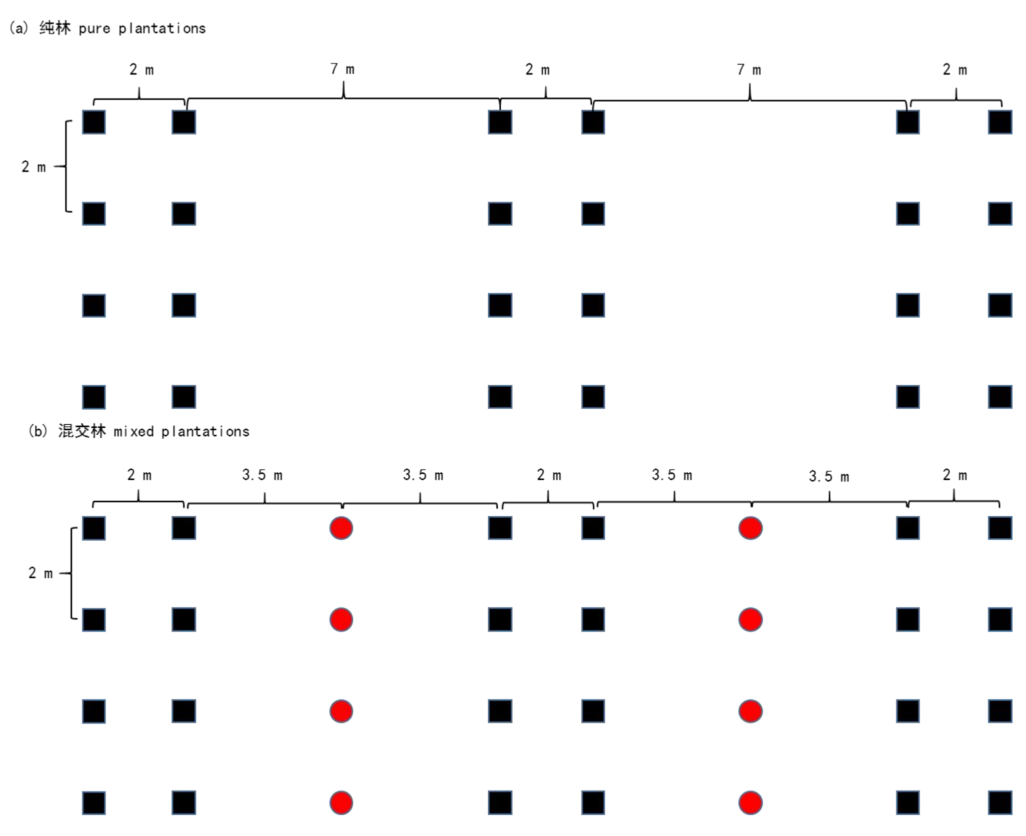
本研究以桉树纯林(pure *Eucalyptus* plantation, PE)、桉树×红锥混交林(mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantation, MEC)和红锥纯林(pure *C. hystrix* plantation, PCH)为对象，探究不同营林方式对林地土壤养分与林下植物群落的影响，明确林下植物功能群与环境因子之间的关系，以期为桉树人工林可持续经营管理提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区域概况

研究区域位于广西凭祥市中国林业科学研究院热带林业实验中心的青山实验场（21 ° 57 ' 47 " ~ 22 ° 19 ' 27 " N、106 ° 39 ' 50 " ~ 106 ° 59 ' 30 " E）。试验地以低山丘陵为主，海拔 130 ~ 1 045.9 m，地形地貌复杂，土壤以花岗岩风化形成的砖红壤为主。试验地属南亚热带季风气候区，极端最低气温为-1.5 ℃，极端最高气温为 40.3 ℃，年均温 20.5 ~ 21.7 ℃；年均降雨量 1 200 ~ 1 500 mm，干湿季明显，4 月— 9 月为雨季；年均蒸发量 1 261 ~ 1 388 mm，相对湿度 80 % ~ 84 %。

试验地原生植被为 35 年生的马尾松人工林，2012 年 2 月采伐后炼山、穴垦造林，树种主要为桉树、红锥等纯林与混交林。所有林分种植时均设置宽窄行，窄行行距为 2 m，宽行行距为 7 m，行间株距均为 2 m(图 1)。纯林的造林密度均为 1 333 株·hm^{-2}。混交林中，桉树种植于窄行，密度均为 1 333 株·hm^{-2}；红锥种植于宽行之间，行间株距为 2 m，每公顷株数为 334 株，即混交比例为 8 : 2。各林分造林前均采用人工带状整地，带宽为 1 m，深 20 cm；整地后人工挖规格为 50 cm×50 cm×30 cm 的种植穴，种植前 7 天，每穴施 250 g 复合肥为基肥。2012 和 2013 年秋季进行人工除草抚育。



（a）的黑色小方框代表纯林树种桉树或红锥；（b）中的黑色小方框表示桉树，红色小圆圈代表红锥。

The small black boxes in (a) represent *Eucalyptus* or *C. Hystrix* in pure plantations. The small black boxes in (b) represent *Eucalyptus* and the small red circles represent *C. Hystrix*.

图 1 纯林与混交林树种种植示意图

Fig.1 Diagram of tree species in pure plantations and mixed plantations

1.2 样方设置与林下植物群落调查

本研究选择红锥、桉树 2 个树种为对象，于 2019 年 5 月，在桉树纯林(PE)、桉树×红锥混交林(MEC)、红锥纯林(PCH)中选择立地条件基本一致的南向坡面的典型区域，分别随机设置 5 个 20 m×20 m 的调查样方(表 1)，共计 15 个样方。将每个 20 m×20 m 的样方平均细分为 4 个 10 m×10 m 的中样方，用于乔木层的调查，测定林木的密度、胸径，并记录树高、枝下高和冠幅等指标；在每个中样方中再设置一个 5 m×5 m 的小样方用于林下植被调查，记录种名、个体数、高度和盖度等。

表 1 样方概况

Table 1 Characteristics of experiment plots

林分 Stands	海拔 Altitude (m)	坡度 Slope (°)	密度 Density ($tree\cdot hm^{-2}$)	郁闭度 Canopy density (%)	胸径 DBH (cm)	树高 Height (m)	胸高断面积 Basal area ($m^2\cdot hm^{-2}$)
PE	241	14	1200.00±30.62 a	0.49±0.01 a	13.60±0.41 b	19.37±1.18 b	18.35±1.33 b
MEC	245	14	1730.00±73.74 b	0.68±0.02 b	13.00±0.41 b	18.36±0.99 b	24.57±2.11 c
Eucalyptus			1265.00±48.73		14.28±0.30	20.79±0.77	20.99±1.35
Castanopsis hystrix			465.00±51.84		9.49±1.12	11.68±2.26	3.58±1.01
PCH	281	16	1785.00±72.02 b	0.75±0.02 c	7.37±0.95 a	9.54±0.68 a	8.87±2.01 a

注：**PE.** 桉树纯林；**MEC.** 桉树×红锥混交林；**PCH.** 红锥纯林。数值 = 平均值±标准误（n = 5），不同小写字母代表差异显著性（P<0.05）。下同。

Note: **PE.** Pure *Eucalyptus* plantation; **MEC.** Mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantation; **PCH.** Pure *C. hystrix* plantation. Value = mean ± standard error (n = 5). Different lowercase letters indicate significant differences among different stands (P<0.05). The same below.

1.3 土壤样品采集与测定

在每个样方中随机选择 9 个采样点，采用环刀法测定 0～20 cm 土层的土壤容重。用内径为 8.5 cm 的不锈钢土钻钻取深度为 0～20 cm 土壤样品，去除植物根系及石砾后混合均匀，过 2 mm 孔径筛，将样品分为 2 份，一份风干用于测定土壤理化性质，另一份保存于 4 ℃冰箱用于土壤铵态氮、硝态氮的测定。

土壤容重(soil bulk density, SBD)采用环刀法测定，土壤含水量(soil moisture content, SMC)采用烘干法测定，土壤 pH 值采用 pH 计(starter 2 100, Ohaus, USA)测定(土:水=1:2.5, w/v)，有机碳(soil organic carbon, SOC)采用 $K_2Cr_2O_7$-H_2SO_4 外加热法测定，全氮(total nitrogen, TN)和有效氮(available nitrogen, AN)（铵态氮和硝态氮）采用连续流动分析仪(AA3, Bran Luebbe 公司)测定，全磷(total phosphorus, TP)采用 H_2SO_4-$HCLO_4$-钼锑抗比色法测定，速效磷(available phosphorus, AP)采用双酸(HCL-H_2SO_4)浸提-钼锑抗比色法测定(Bao, 2000)。

1.4 数据分析

参照(Miller & Chamberlain, 2008)的方法，将林下植被分成 5 类植物功能群，分别为木本植物功能群(woody plant functional group, WFG)、藤本植物功能群(vine functional group, VFG)、禾草植物功能群(gramineae plant functional group, GFG)、蕨类植物功能群(fern functional group, FeFG)、杂草植物功能群(forb functional group, FoFG)。采用每种林下植物物种的重要值(importance value, *IV*)来表征其在相应群落中的地位和优势大小，计算方法如下(Gilliam, 2007)：

$$IV = 100 \times (Ra + Rp + Rc)/3 \qquad (1)$$

其中，*Ra* 为相对多度，为样方中某个种的个体数占全部种的个体总数的百分比；*Rp* 为相对频度，为样方中某个种出现的频度占全部种的频度的百分比；*Rc* 为相对盖度，为样方中某个种的盖度占全部种的盖度的百分比。

在 SPSS 24.0 for Windows 中，采用单因素方差分析(one-way ANOVA)检验不同林分间土壤养分、功能群物种丰富度、重要值的差异显著性，采用 LSD 法进行多重比较，显著性水平设置为 $P<0.05$。采用主坐标分析(principal coordinate analysis，PCoA)检验 3 种林分类型之间其林下植物功能群组成的分异程度；以林分因子(郁闭度、胸高断面积)及所测定的土壤理化因子为解释变量，采用冗余分析(redundancy analysis, RDA)确定影响林下植物功能群变异的主要因子及其解释率。PCoA 和 RDA 分析在 R3.5.1 中采用 vegan 包进行。

2 结果与分析

2.1 土壤 C、N、P 及其化学计量比

PCH 的土壤含水量[(37.47±4.45) %]显著高于 PE 和 MEC，PE 和 MEC 的土壤含水量无显著差异。MEC 的土壤容重介于 PE 和 PCH 之间，且与后两者无显著性差异；而 PE 的土壤容重[(1.33±0.07) g·cm^{-3}]比 PCH[(1.22±0.08) g·cm^{-3}]高 8.27 %，两者差异显著。MEC 的土壤 pH、有效氮含量、速效磷含量均显著高于 PE 和 PCH，其中 MEC 的土壤 pH(5.00±0.13)分别比 PE(4.41±0.07)和 PCH(4.55±0.10)高 11.8 %和 9 %。MEC 的土壤有效氮含量[(21.56±1.81) mg·kg^{-1}]分别比 PE[(17.79±1.02) mg·kg^{-1}]和 PCH[(17.98±1.28) mg·kg^{-1}]高 17.49 %和 16.60 %；MEC 的土壤速效磷含量[(8.00±0.38) mg·kg^{-1}]比 PE[(4.49±0.24) mg·kg^{-1}]高 43.88 %，而 PE 的土壤速效磷含量比 PCH[(5.30±0.58) mg·kg^{-1}]的低了 15.28 %(表 2)。

分析表明，不同林分的土壤有机碳存在显著差异，其含量大小排序为 PCH>MEC>PE，但各林分的土壤全磷含量差异不显著。PCH 的土壤全氮含量最高，且与 PE 存在显著差异，MEC 土壤全氮含量居中，但与 PE、PCH 的差异不显著。不同林分的土壤 C:N 和 C:P 均存在显著差异， 但 N:P 则是 PCH 最高且与 PE 差异显著，而 MEC 则居中且与 PE、PCH 差异不显著(图 2)。

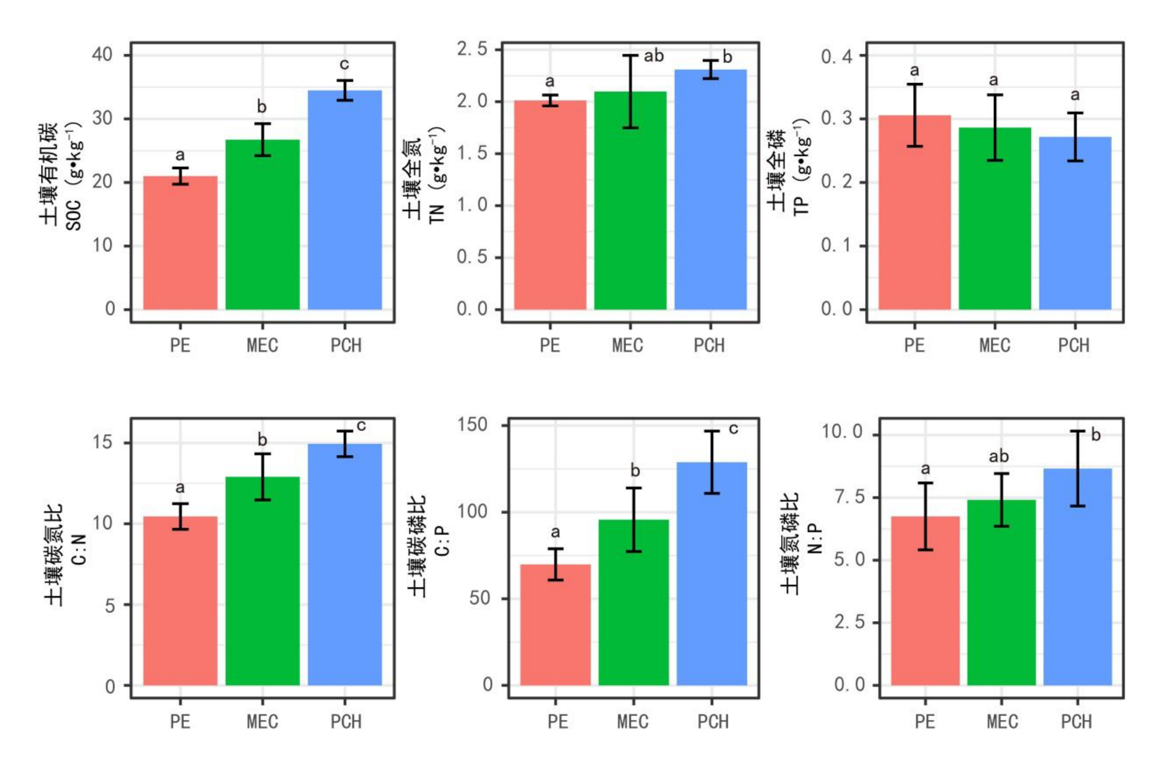
表 2 不同林分的土壤理化特性(0 ~ 20 cm)

Table 2 Soil properties (0 ~ 20 cm) in different stands

变量 Variables	PE	MEC	PCH
土壤含水量 SMC(%)	31.98±1.19 a	33.12±2.46 a	37.47±4.45 b
土壤容重 SBD(g·cm^{-3})	1.33±0.07 b	1.28±0.04 ab	1.22±0.08 a
pH	4.41±0.07 a	5.00±0.13 b	4.55±0.10 a
土壤有效氮 AN(mg·kg^{-1})	17.79±1.02 a	21.56±1.81 b	17.98±1.28 a
土壤速效磷 AP(mg·kg^{-1})	4.49±0.24 a	8.00±0.38 c	5.30±0.58 b

注：**SMC.** 土壤含水量；**SBD.** 土壤容重；**AN.** 土壤有效氮；**AP.** 土壤速效磷。下同。

Note: **SMC.** Soil moisture content; **SBD.** Soil bulk density; **AN.** Available nitrogen; **AP.** Available phosphorus. The same below.



PE. 桉树纯林；**MEC**. 桉树×红锥混交林；**PCH**. 红锥纯林；**SOC.** 土壤有机碳；**TN.** 土壤全氮；**TP.** 土壤全磷；**C:N.** 土壤碳氮比；**C:P.** 土壤碳磷比；**N:P.** 土壤氮磷比。不同小写字母表示不同林分间差异显著（$P<0.05$, n=5）。下同。

PE. Pure *Eucalyptus* plantation; **MEC**. Mixed *Eucalyptus* and *Castanopsis hystrix* plantation; **PCH**. Pure *C. hystrix* plantation; **SOC.** Soil organic carbon; **TN.** Total nitrogen; **TP.** Total phosphorus; **C:N.** C:N ratio; **C:P.** C:P ratio; **N:P.** N:P ratio. Different lowercase letters indicate significant differences among different stands ($P<0.05$, n=5). The same below.

图 2 不同林分土壤 C、N、P 含量及其化学计量比

Fig.2 Soil C, N and P concentrations and their stoichiometric ratio in different stands

2.2 林下植物种类与功能群组成

不同经营模式对林分林下植物物种组成及其重要值具有显著影响。本研究调查共记录 112 种维管植物，分属 47 科、97 属。其中 MEC 的物种最多，共有 73 种，其次 PE 物种共有 61 种，PCH 物种最少，共有 59 种(表 3)。从表 3 可以看出，不同林分林下植物群落的优势物种组成发生了显著的变化。

表 3 不同林分林下植物物种、功能群组成及重要值

Table 3 Species composition and importance value of understory plants and functional groups in different stands

物种 Plant species	拉丁名 Latin name	功能群 Functional group	重要值 Important value (%)		
			PE	MEC	PCH
蔓生莠竹	*Microstegium fasciculatum*	GFG	20.58	13.70	1.28
半边旗	*Pteris semipinnata*	FeFG	8.99	13.01	7.76
钩藤	*Uncaria rhynchophylla*	VFG	4.82	0.30	-
芒萁	*Dicranopteris pedata*	FeFG	4.45	1.09	7.22
羽叶金合欢	*Acacia pennata*	VFG	4.41	0.51	-

三椏苦	*Melicope pteleifolia*	WFG	3.87	2.38	1.52
小花露籽草	*Ottochloa nodosa* var. *micrantha*	GFG	3.24	1.79	1.24
山乌桕	*Triadica cochinchinensis*	WFG	3.23	0.73	0.28
野漆	*Toxicodendron succedaneum*	WFG	3.20	1.89	1.26
五节芒	*Miscanthus floridulus*	GFG	2.96	2.23	6.17
潺槁木姜子	*Litsea glutinosa*	WFG	2.71	0.49	1.30
粗叶榕	*Ficus hirta*	WFG	2.63	1.73	1.47
金毛狗	*Cibotium barometz*	FeFG	2.62	3.29	2.82
海金沙	*Lygodium japonicum*	VFG	2.32	2.38	3.42
阔叶瓜馥木	*Fissistigma chloroneurum*	WFG	1.92	-	-
牛白藤	*Hedyotis hedyotidea*	VFG	1.77	1.04	0.18
荩草	*Arthraxon hispidus*	GFG	1.73	4.09	1.93
银柴	*Aporosa dioica*	WFG	1.66	0.45	3.16
黄毛榕	*Ficus esquiroliana*	WFG	1.62	0.20	-
毛桐	*Mallotus barbatus*	WFG	1.44	0.31	-
帘子藤	*Pottsia laxiflora*	VFG	1.22	-	-
大青	*Clerodendrum cyrtophyllum*	WFG	1.21	-	0.50
毛菍	*Melastoma sanguineum*	WFG	1.10	0.60	0.40
杜茎山	*Maesa japonica*	WFG	0.91	0.91	0.29
簕欓花椒	*Zanthoxylum avicennae*	WFG	0.90	0.93	0.35
白楸	*Mallotus paniculatus*	WFG	0.89	0.50	-
白毛鸡矢藤	*Paederia pertomentosa*	VFG	0.86	-	-
山黄麻	*Trema tomentosa*	WFG	0.80	0.25	0.25
粪箕笃	*Stephania longa*	VFG	0.77	1.47	-
乌毛蕨	*Blechnum orientale*	FeFG	0.77	8.09	20.32
山石榴	*Catunaregam spinosa*	WFG	0.74	-	-
山菅	*Dianella ensifolia*	FoFG	0.68	0.59	-
楤木	*Aralia chinensis*	WFG	0.67	1.41	-
银毛叶山黄麻	*Trema nitida*	WFG	0.66	-	-
毒根斑鸠菊	*Vernonia cumingiana*	VFG	0.65	1.19	0.91
盐肤木	*Rhus chinensis*	WFG	0.58	-	-
水锦树	*Wendlandia uvariifolia*	WFG	0.52	-	-
细圆藤	*Pericampylus glaucus*	VFG	0.45	1.40	1.74
斜叶榕	*Ficus tinctoria* subsp. *gibbosa*	WFG	0.36	-	-
暗消藤	*Streptocaulon juventas*	VFG	0.34	0.33	1.12
楠藤	*Mussaenda erosa*	VFG	0.33	1.26	1.92
舶梨榕	*Ficus pyriformis*	WFG	0.31	-	-
南酸枣	*Choerospondias axillaris*	WFG	0.30	-	-
九节	*Psychotria asiatica*	WFG	0.30	0.15	0.76
玉叶金花	*Mussaenda pubescens*	VFG	0.30	1.03	0.29
艳山姜	*Alpinia zerumbet*	FoFG	0.29	-	-
八角枫	*Alangium chinense*	WFG	0.27	0.10	-
雀梅藤	*Sageretia thea*	VFG	0.27	-	-
杉木	*Cunninghamia lanceolata*	WFG	0.26	-	-

中平树	*Macaranga denticulata*	WFG	0.24	1.06	1.87
野牡丹	*Melastoma malabathricum*	WFG	0.22	-	0.46
木油桐	*Vernicia montana*	WFG	0.21	-	-
石岩枫	*Mallotus repandus*	WFG	0.18	0.74	-
千里光	*Senecio scandens*	VFG	0.18	-	-
阔叶丰花草	*Spermacoce alata*	FoFG	0.18	-	-
链珠藤	*Alyxia sinensis*	VFG	0.17	0.50	-
薯莨	*Dioscorea polystachya*	VFG	0.17	-	0.45
地桃花	*Urena lobata*	WFG	0.15	-	-
淡竹叶	*Lophatherum gracile*	GFG	0.15	-	0.89
金钟藤	*Merremia boisiana*	VFG	0.12	0.15	-
高秆珍珠茅	*Scleria terrestris*	FoFG	0.12	-	-
扇叶铁线蕨	*Adiantum flabellulatum*	FeFG	-	1.19	4.05
山槐	*Albizia kalkora*	WFG	-	1.78	-
番荔枝	*Annona squamosa*	WFG	-	-	0.55
朱砂根	*Ardisia crenata*	WFG	-	-	0.37
东风草	*Blumea megacephala*	VFG	-	0.48	0.48
禾串树	*Bridelia balansae*	WFG	-	-	0.62
红锥	*Castanopsis hystrix*	WFG	-	0.13	0.48
乌蔹莓	*Cayratia japonica*	VFG	-	0.18	0.31
肉桂	*Cinnamomum cassia*	WFG	-	-	1.81
铁线莲	*Clematis florida*	VFG	-	1.12	-
野芋	*Colocasia antiquorum*	FoFG	-	-	-
黄牛木	*Cratoxylum cochichinense*	WFG	-	-	-
钝叶黄檀	*Dalbergia obtusifolia*	WFG	-	1.55	-
黄檀	*Dalbergia hupeana*	WFG	-	2.01	-
白花酸藤果	*Embelia ribes*	VFG	-	1.16	1.65
对叶榕	*Ficus hispida*	WFG	-	-	1.61
毛果算盘子	*Glochidion eriocarpum*	WFG	-	0.15	1.22
小叶买麻藤	*Gnetum parvifolium*	VFG	-	-	1.36
绞股蓝	*Gynostemma pentaphyllum*	VFG	-	0.32	-
华南鳞始蕨	*Lindsaea austrosinica*	FeFG	-	2.14	-
山鸡椒	*Litsea cubeba*	WFG	-	0.59	0.49
木姜子	*Litsea pungens*	WFG	-	1.98	-
刨花润楠	*Machilus pauhoi*	WFG	-	0.68	1.41
红楠	*Machilus thunbergii*	WFG	-	1.30	-
鲫鱼胆	*Maesa perlarius*	WFG	-	0.52	-
牛筋藤	*Malaisia scandens*	VFG	-	0.57	-
白背叶	*Mallotus apelta*	WFG	-	-	0.23
粗糠柴	*Mallotus philippinensis*	WFG	-	1.39	-
西南猫尾木	*Markhamia stipulata*	WFG	-	-	-
楝	*Melia azedarach*	WFG	-	0.31	-
华南鳞盖蕨	*Microlepia hancei*	FeFG	-	-	1.89
小芸木	*Micromelum integerrimum*	WFG	-	1.64	-

厚果崖豆藤	*Millettia pachycarpa*	VFG	-	0.15	1.49
乌蕨	*Odontosoria chinensis*	FeFG	-	0.71	0.71
鸡矢藤	*Paederia foetida*	VFG	-	0.20	-
青灰叶下珠	*Phyllanthus glaucus*	WFG	-	0.15	0.15
山蒟	*Piper hancei*	VFG	-	-	1.23
葛	*Pueraria montana*	VFG	-	0.15	0.15
粗叶悬钩子	*Rubus alceifolius*	VFG	-	0.27	-
蛇泡筋	*Rubus cochichinensis*	VFG	-	0.22	0.42
鹅掌柴	*Schefflera heptaphylla*	WFG	-	-	0.23
皱叶狗尾草	*Setaria plicata*	GFG	-	0.52	-
羊角拗	*Strophanthus divaricatus*	WFG	-	0.19	0.19
海南蒲桃	*Syzygium hainanense*	WFG	-	0.28	-
三叶崖爬藤	*Tetrastigma hemsleyanum*	VFG	-	-	0.27
粽叶芦	*Thysanolaena latifolia*	GFG	-	-	2.19
络石	*Trachelospermum jasminoides*	VFG	-	-	0.30
南方荚蒾	*Viburnum fordiae*	WFG	-	0.60	-
狗脊	*Woodwardia japonica*	FeFG	-	-	0.67
两面针	*Zanthoxylum nitidum*	WFG	-	0.94	-
马㼎儿	*Zehneria japonica*	VFG	-	0.16	-

注：**WFG.** 木本植物功能群；**VFG.** 藤本植物功能群；**GFG.** 禾草植物功能群；**FeFG.** 蕨类植物功能群；**FoFG.** 杂草植物功能群。下同。

Note: **WFG.** Woody plant functional group; **VFG.** Vine functional group; **GFG.** Gramineae plant functional group; **FeFG.** Fern functional group; **FoFG.** Forb functional group. The same below.

单因素方差分析结果表明，MEC 的木本植物功能群的物种丰富度显著高于 PE 和 PCH，PE 显著高于 PCH(P<0.05)。在不同林分中，藤本、禾草、杂草植物功能群的物种丰富度均无显著性差异(P>0.05)；PCH 的蕨类植物功能群的物种丰富度显著高于 PE 和 MEC(P<0.05)，但 PE 和 MEC 差异不显著(P>0.05)。

不同林分对木本植物功能群的重要值有显著影响(P<0.05)。MEC 与 PE 木本植物功能群的重要值显著高于 PCH，但 MEC 与 PE 没有显著差异(P>0.05)。不同的林分藤本植物功能群的重要值无显著性差异(P>0.05)。PCH 禾草植物功能群的重要值显著低于 PE 和 MEC(P<0.05)，PE 和 MEC 无显著性差异(P>0.05)。在不同的林分中，PCH 蕨类植物功能群的重要值显著高于 PE 和 MEC(P<0.05)，而 MEC 与 PE 无显著性差异(P>0.05)。PE 与 MEC 杂草植物功能群的重要值差异性不显著(P>0.05)(图 3)。

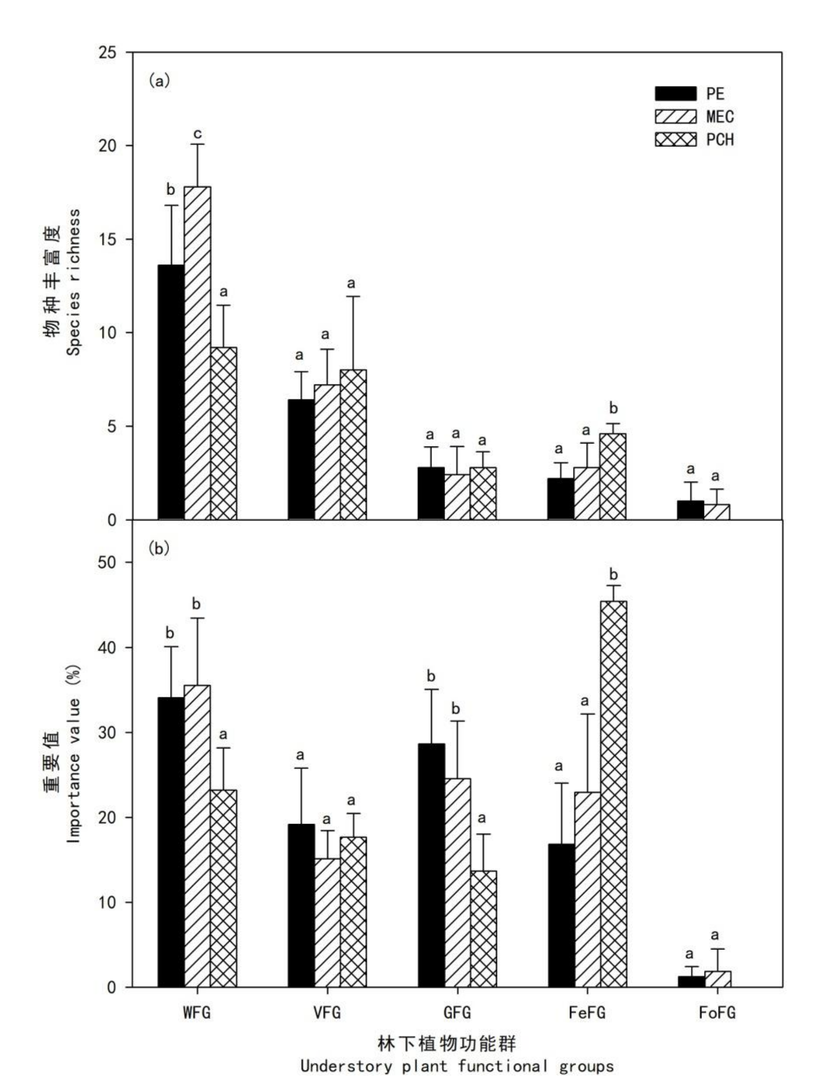


图 3 不同林分林下植物功能群的物种丰富度和重要值

Fig. 3 Species richness and importance value of the understory plant communities in different stands

分别对不同林分的林下植物功能群组成进行主坐标分析(PCoA)，结果表明，第一轴(axis1)和第二轴(axis2)总共解释了所有林下植物功能群变异的 91.54 %。axis2 能把 PCH 与 PE 和 MEC 林下植物功能群明显区分开，表明 PCH 与 PE 或 MEC 林分的植物功能群的组成存在一定的差异。而 PE 和 MEC 林分的林下植物功能群没有被任何主成分轴区分开，表明这两种林分的林下植物功能群的物种组成较为相似(图 4)。多元方差分析结果也表明，PCH 与 PE(或 MEC)林分的林下植物功能群的物种组成具有显著差异，但 PE 与 MEC 林分的林下植物功能群的物种组成无显著差异(表 4)。

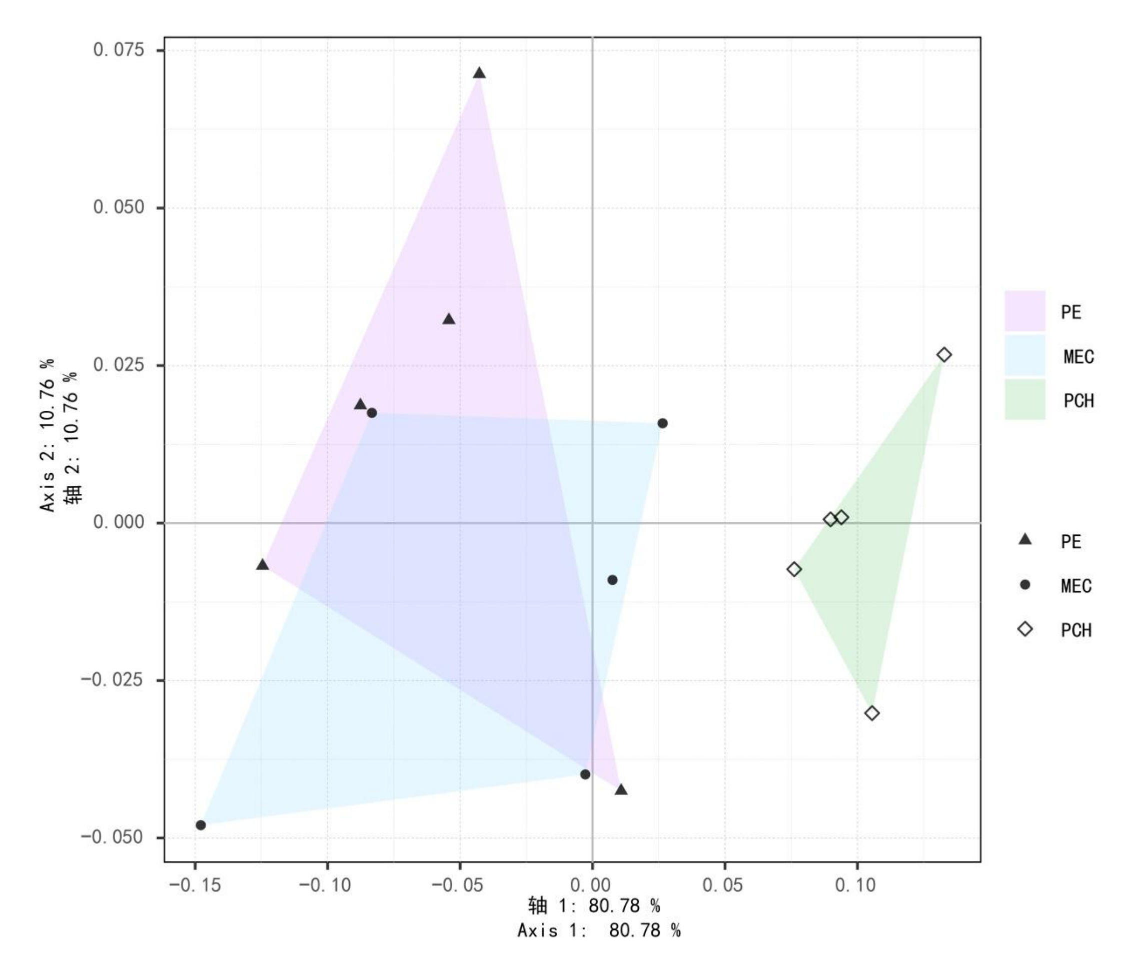


图 4 不同林分林下植物功能群的主坐标分析

Fig. 4 Principal coordinate analysis of the understory plant functional groups of different stands

表 4 不同林分林下植物功能组成群置换多元方差分析

Table 4 Permutational multivariate analysis of variance of the plant functional groups in understory of different stands

	F	R^2	*P*
PE vs. MEC	0.758	0.087	0.586
PE vs. PCH	22.905	0.741	0.007
MEC vs. PCH	13.678	0.631	0.009

2.3 林下植物功能群组成的影响因素

冗余分析(RDA)结果表明，第一主成分轴和第二主成分轴分别能解释不同林分的林下植物功能群的物种组成变异的 58.6 % 和 6.3 %(图 5)。WFG 与 AP 和 AN 显著相关，AP 和 AN 是 WFG 占优势的主要影响因子；FeFG 与 SOC、TN 及 SMC 显著相关，SOC、TN 及 SMC 是 FeFG 占优势的主要影响因子；而 SBD 是 GFG 占优势的主要影响因子。

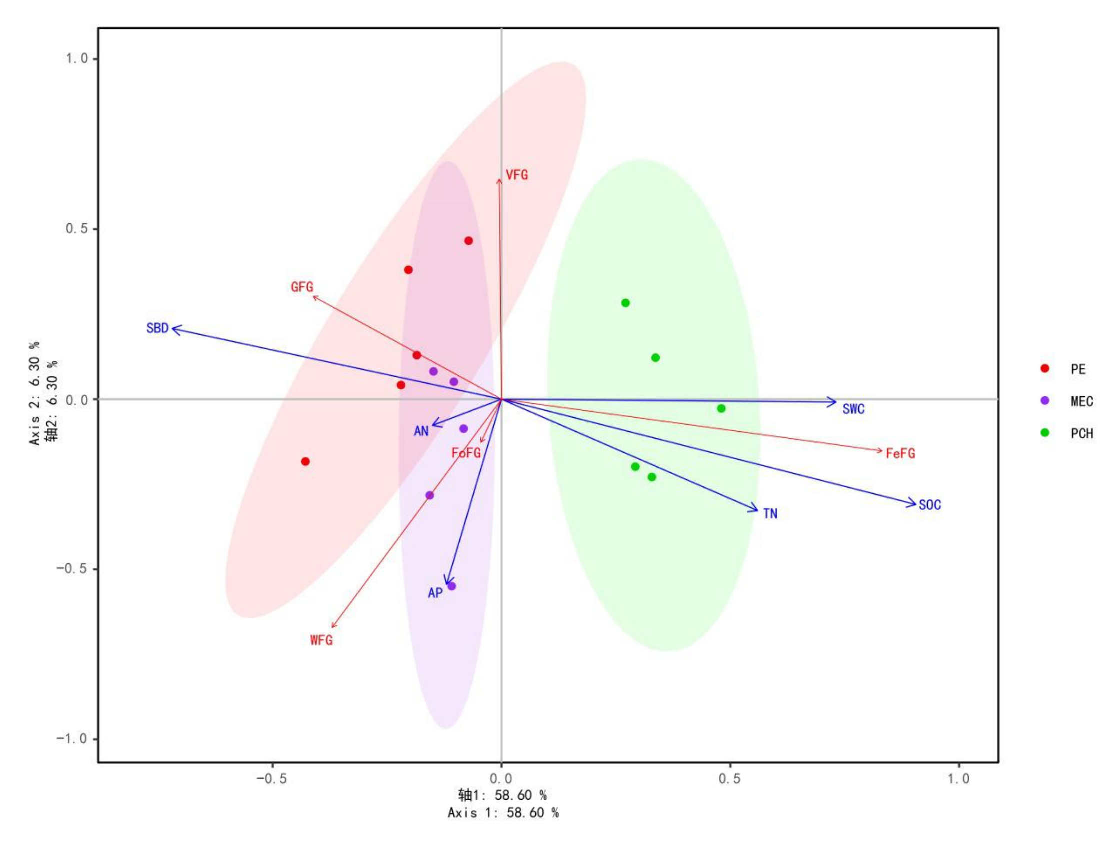


图 5 林下植物功能群与土壤理化因子的 RDA 分析

Fig. 5 RDA analysis of understory plant functional groups and soil physicochemical properties

3 讨论

物种多样性是物种丰富度和分布均匀性的综合反映，体现了林分的结构类型与组织水平以及发展阶段、稳定程度和生境差异(马克平，2013)。与天然林相比，人工林树种组成与林分结构比较单一，林下植被生物多样性水平通常较低，生态系统稳定性较差。有研究表明桉树人工林在连栽 1～2 代，林下植被主要以乡土木本植物为优势，连栽 3～4 代后则逐渐演变为以乡土草本植物为优势，到了高代次连栽阶段(5～6 代)林下植被迅速转为外来入侵植物为优势，导致林下植物功能群开始严重退化(Zhou et al., 2020)。因此，有学者认为大面积连片种植是造成桉树人工林稳定性和生物多样性下降的主要原因(陈秋波，2001)。混交是人工林常见的一种营林方式，混交林通过改变林分密度及树种组成以达到林分结构的优化与调整，促进了生态系统的物质循环，进而改善林地土壤性质，提高林分林下植物物种多样性(陈科屹等，2017；Ratcliffe et al., 2015；孙冬婧等，2015) 。因此，相对于纯林来说，混交林生态系统更能趋于稳定(闫东锋等，2020)。本研究结果表明，桉树与红锥混交能显著提高林下植物物种丰富度，尤其是林下木本植物，混交林林下分布有 36 种，显著高于桉树纯林的 31 种和红锥纯林的 27 种，这与许多学者(庞圣江等，2020；杨瑞德，2007；Berger & Puettmann., 2000)的研究结果相类似。有研究表明，林下灌木层在维持物种多样性和森林群落结构的健康稳定中起着重要作用(张维伟等，2019)，例如桉树人工林的林下木本植物对土壤微环境的改善和养分有效性的维持具有正效应，是维持与稳定桉树人工林土壤生态系统多功能性的关键(周晓果，2016)。一些研究表明，森林生态系统中林木冠层结构及其所形成的光环境会直接或间接地对林下植物的组成及多样性产生影响(区余端和苏志尧，2012)，尤其是冠层结构所形成的光环境在维持及形成灌木层植物多样性方面起到重要作用(闫东锋等，2020)。在本研究中，桉树与红锥混交所形成的复层林结构能显著提高林下木本植物功能群的物种丰富

度，但对藤本植物、禾草植物、蕨类植物和杂草植物功能群的物种丰富度影响不显著，这意味着桉树×红锥混交林由水平与空间层次结构形成的郁闭度适中的生境条件可能更利于木本植物功能群的生存发育。此外有学者认为林分光照条件也是影响植物优势种群的组成及多样性的重要环境因子(庞圣江等，2018)，如杉木人工林的间伐改变了林内光、温、湿等条件，从而显著提高或降低林下物种的丰富度，并使林下植物功能群物种的组成发生显著变化(李萌等，2020)。在本研究的 3 个林型中，郁闭度最高的红锥纯林尽管林下植物物种丰富度最低，但其林下蕨类植物的丰富度却显著高于桉树纯林和桉树×红锥混交林，其原因可能是红锥纯林密度大、乔木高度小且冠型长而饱满，形成的郁闭度较大的生境条件利于相对耐阴的蕨类植物快速入侵定居，最终成为占据林下优势的植物功能群。

植物功能群是基于植物生理形态及生活史或其他与生态系统功能相联系的功能属性的差异划分的类群(范高华等，2016)。在草原生态系统中，植物通过功能类群的重组来适应复杂多变的环境(李西良等，2015)。在森林生态系统中，生境因子与林下植物功能群的组成也密切相关，如有研究表明乔木冠层结构的变化是驱动林下植物功能群变异的主要因子(尤业明等，2018)。我们的研究发现，在林木高度大、郁闭度小的桉树纯林中，林下木本植物功能群和禾草植物功能群占据了主要优势，各功能群的重要值排序为 WFG > GFG > VFG > FeFG > FoFG；在乔木层呈双层结构且林分郁闭度居中的桉树×红锥混交林中，林下各个功能群的重要值排序为 WFG > GFG > FeFG > VFG > FoFG，木本植物功能群和植物功能群占据主要优势；而在乔木层高度最小、林分郁闭度最高的红锥纯林中，林下功能群重要值的排序则为 FeFG > WFG > VFG > GFG > FoFG，林下主优势功能群变成了蕨类植物功能群。一些学者的研究结果表明，森林生态系统中群落物种的组成及个体分布数量是物种之间相互作用或环境因素干扰影响的结果(毛志宏和朱教君，2006；Buckley et al., 2003; 边巴多吉等，2004；Sagar et al., 2003)。在立地条件相同时植物多样性与生境条件密切相关，但若生境条件发生变化，群落则随之朝着不同的方向开始演替，最后系统结构与功能也将发生改变(汪殿蓓等, 2001)。本研究中，主坐标分析(PCoA)和多元方差分析结果显示，桉树纯林、桉树×红锥混交林这两种林分的林下植物功能群的物种组成较为相似，而红锥纯林的林下植物功能群的物种组成则与桉树纯林、桉树×红锥混交林存在一定差异，相关变异性的解释率达到了 91.54 %。我们研究的 3 个林分在造林前的生境条件及后期抚育措施基本一致，各林分后期出现植物功能群及物种组成上的差异，很大程度上可能是林下植物种群间在林分后期形成的异质环境中相互竞争与适应的结果，一定程度上反映了自然生境生中物种共存竞争、适者生存的原则。

森林生态系统中的土壤既是物质循环和能量转换的重要场所，也是植物群落更新演替过程的载体(李茂金等, 2012；耿玉清等，1999)，还是主要影响植物群落分布的环境因素之一。有研究发现土壤理化性质与植物群落物种组成及多样性的关系密切(周晓果，2016; Siefert et al., 2012)。本研究发现，林下物种丰富度最高的桉树×红锥混交林，其土壤有效氮、速效磷含量和 pH 值显著高于物种丰富度较低的桉树纯林和红锥纯林。可见，混交林不仅能充分利用地上地下空间及资源(Sagar et al., 2003；汪殿蓓等，2001)，还能提高凋落物的数量与质量，促进土壤养分的归还量，提高养分的有效性和利用率进而影响植物多样性(李茂金等, 2012；耿玉清等，1999)。土壤肥力、水分、质地等对植物群落的分布影响重大(Siefert et al., 2012)，反之亦然，如桉树人工林去除林下木本植物功能群会导致土壤养分有效性显著降低，而去除草本和蕨类植物功能群则显著提高土壤养分有效性(周晓果，2016)，说明植物功能群的性状与土壤肥力有效性之间存在密切且复杂的依存关系。我们的研究结果表明速效磷、有效氮是木本植物功能群占居林下优势的主要影响因子，蕨类植物功能群的分布优势主要受土壤有机碳、全氮和土壤含水量影响，禾草植物功能群的分布优势则主要受土壤容重的影响。然而影响植被生长与分布的环境因素错综复杂，有学者发现土壤磷含量与植物群落物种多样

性存在明显的相关性(Gartlan et al., 1986)，指出磷的利用效率或许会影响植物的分布范围(Yan et al., 2019)。在杉木人工林中，土壤全钾和速效钾极显著地影响林下杂草植物功能群的变异，而土壤全磷和氮磷比则分别显著和极显著地影响禾草植物功能群的变异(李萌等，2020)。这些研究结果与本研究结果有所异同，一定程度上反映了森林生态系统不同的组成结构与时空尺度的异质性。此外，在本研究中我们发现其他土壤因子对林下植物功能群的影响并不显著，其原因可能与这些因子在各个林分中差异程度较小有关，也可能与林分生长的时间尺度有关。

综上所述，在南亚热带地区不同营林模式对林地土壤理化性质、林下植物物种组成及其重要值具有显著的影响。相对于桉树、红锥纯林，桉树与红锥混交 7 年后显著提高了林下植物物种丰富度尤其是木本植物功能群的物种丰富度，同时也显著提高了土壤的 pH、有效氮和速效磷的含量，在一定程度上改善了林地土壤养分的有效性。另一方面，土壤理化性质对林下植物功能群的分布有显著影响，冗余分析结果表明土壤全氮、全磷是木本植物功能群占优势的主要影响因子，土壤含水量、全氮和有机碳是蕨类植物功能群占优势的主要影响因子，而土壤容重则是禾草植物功能群占优势的主要影响因子。然而，森林生态系统中植物种群的组成与结构的多样性动态涉及到时空尺度，其动态过程是一个相当复杂的生态学过程。因此，要想了解清楚营林方式对林下植物功能群与土壤质量的影响情况就离不开长期的定位观测与持续研究。本研究仅是调查分析了 7 年生的桉树、红锥纯林及其混交林的林下植物功能群与多样性及其影响因素的初步研究结果，相关影响机制有待继续深入研究。

参考文献:

BAO SD, 2000. Soil and agricultural chemistry analysis [M]. Beijing: China Agriculture Press: 1-120. [鲍士旦，2000. 土壤农化分析[M]. 北京：中国农业出版社：1-120.]

BERGER AL, PUETTMANN KJ, 2000. Overstory composition and stand structure influence herbaceous plant diversity in the mixed aspen forest of northern Minnesota [J]. Am Midland Naturalist, 143: 111-125.

BIANBA DJ, GUO QS, CI B, et al., 2004. Effects of gap in primitive subalpine fir forest on diversity of herb and shrub in Tibet [J]. Chin J Appl Ecol, 15(2) : 191-194. [边巴多吉，郭泉水，次柏，等，2004. 西藏冷杉原始林林隙对草本植物和灌木树种多样性的影响[J]. 应用生态学报，15(2) : 191-194.]

BUCKLEY DS, CROW TR, NAUERTZ EA, et al., 2003. Influence of skid trails and haul roads on understory plant richness and composition in managed forest landscapes in Upper Michigan, USA [J]. Fort Ecol Manage, 175: 509-520.

CHEN KY, ZHANG HR, LEI XD, et al., 2017. Effect of thinning on spatial structure of spruce-fir mixed broadleaf-conifer forest base on crop tree management [J]. For Res , 30(5): 718-726. [陈科屹，张会儒，雷相东，等，2017. 基于目标树经营的抚育采伐对云冷杉针阔混交林空间结构的影响[J]. 林业科学研究，30(5): 718-726.]

CHEN QB， 2001, A review of the biodiversity in *Eucalyptus* plantation [J]. Chin J Trop Crops, (4):82-90. [陈秋波，2001. 桉树人工林生物多样性研究进展[J]. 热带作物学报，22(4): 82-90.]

DÍAZ S, CABIDO M, ZAK M, et al., 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina [J]. J Veg Sci, 10: 651-660.

EDGARD CAMPINHOS, JR., 1999. Sustainable plantations of high-yield *Eucalyptus* trees for production of fiber: the Aracruz case [J]. New Forest, 17: 129-143.

FAN GH, SHEN XJ, LI Q, et al., 2016. Herbaceous plant biodiversity in Songnen grassland: Species diversity and functional group diversity [J]. Chin J Ecol, 35(12): 3205-3214. [范高华，神祥金，李强，等，2016. 松嫩草地草本植物生物多样性：物种多样性和功能群多样性[J]. 生态学杂志，35(12): 3205-3214.]

FEI L, ZHONG QL, CHENG DL, et al., 2016. Biomass allocation between aboveground and underground of shrub layer vegetation in natural evergreen broad-leaved forest and Chinese fir plantation [J]. Sci Silvae Sin, 52 (3): 97-104. [费玲，钟全林，程栋梁，等，2016. 天然阔叶林与杉木人工林灌木层地上地下生物量的分配关系[J]. 林业科学，52(3): 97-104.]

GARTLAN JS, NEWBERY DM, THOMAS DW, et al., 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserve, Cameroun [J]. Vegetatio, 65(3) : 131-148.

GENG YQ, SUN XY, KANG XG, et al., 1999. Soil fertility of different forest types in the Changbai Mountains [J]. J Beijing Forest Univ, 21(6): 97-101. [耿玉清，孙向阳，亢新刚，等，1999. 长白山林区不同森林类型下土壤肥力状况的研究[J]. 北京林业大学学报，21(6): 97-101.]

GILLIAM FS, 2007. The ecological significance of the herbaceous layer in temperate forest ecosystems [J]. Bioscience, 57(10): 845-858.

HOOPER DU, 1998. The role of complementarity and competition in ecosystem responses to variation in plant diverisity [J]. Ecology, 79(2): 704-719.

HOOPER DU, VITOUSEK PM., 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes [J]. Science, 277(5330): 1302-1305.

HUANG GQ, ZHAO QG, 2014. The histor, status quo, ecological problems and countermeasures of *Eucalyptus* plantations in Guangxi [J]. Acta Ecol Sin, 34(18): 5142-5152. [黄国勤，赵其国，2014 . 广西按树种植的历史、现状、生态问题及应对策略[J]. 生态学报，34(18): 5142-5152.]

LI M, CHEN YK, XU HC, et al., 2020. Effects of different thinning intensities on undergrowth plant functional groups in subtropical *Cunninghamia lanceolata* plantations [J]. Acta Ecol Sin, 40(14): 4985-4993. [李萌，陈永康，徐浩成，等，2020. 不同间伐强度对南亚热带杉木人工林林下植物功能群的影响[J]. 生态学报，40(14): 4985-4993.]

LI MJ, YAN WD, LI SZ, et al., 2012. Effects of controlling carbon input on nitrogen mineralization in soils of broadleaved-needle mixed forest plantation [J]. J Cent S Univ For Technol, 32(5): 108-112. [李茂金，闫文德，李树战，等，2012. 改变碳源输入对针阔叶混交林土壤氮矿化的影响[J]. 中南林业科技大学学报， 32(5): 108-112.]

LI XL, LIU ZY, HOU XY, et al., 2015. Plant functional traits and their trade-offs in response to grazing: A review [J]. Chin Bull Bot, 50(2) : 159-170. [李西良，刘志英，侯向阳，等，2015. 放牧对草原植物功能性状及其权衡关系的调控[J]. 植物学报，50(2): 159-170.]

LUO J, ZHOU XL, CHEN JH, et al., 2017. Effect of soil nutrient on the litter decomposition of *Eucalyptus* plantation interplanting herbage [J]. J Cent South Univ Forest Technol, 37(11): 132-139. [罗佳，周小玲，陈建华，等，2017. 桉树人工林土壤养分对凋落物分解的影响[J]. 中南林业科技大学学报，37(11): 132-139.]

MA KP, 2013. A mini review on the advancement of biodiversity research in China in 2012 [J]. Biodivers Sci, 21(1): 1-2. [马克平，2013. 2012 年中国生物多样性研究进展简要回顾[J]. 生物多样性，21(1): 1-2.]

MAO ZH, ZHU JJ, 2006. Effects of disturbances on species composition and diversity of plant communities [J]. Acta Ecol Sin, 26(8) : 2695-2701. [毛志宏，朱教君，2006. 干扰对植物群落物种组成及多样性的影响[J]. 生态学报, 26(8): 2695-2701.]

MILLER DA, CHAMBERLAIN MJ, 2008. Plant community response to burning and herbicide site preparation in eastern Louisiana, USA [J]. For Ecol Manag, 255(3): 774-780.

OU YD, SU ZY, 2012. Dynamics of canopy structure and understory light in montane evergreen broadleaved forest following a natural disturbance in North Guangdong [J]. Acta Ecol Sin, 32(18): 5637-5645. [区余端，苏志尧，2012. 粤北山地常绿阔叶林自然干扰后冠层结构与林下光照动态[J]. 生态学报，32(18): 5637-5645.]

PANG SJ, ZHANG P, JIA HY, et, al., 2020. Effects of different afforestation modes on diversity of undergrowth

plants in *Eucalyptus* plantations [J]. J Northwest A F Univ (Nat Sci Ed), 48(9): 44-52. [庞圣江，张培，贾宏炎，等，2020. 不同造林模式对桉树人工林林下植物物种多样性的影响[J]. 西北农林科技大学学报(自然科学版)，48(9): 44-52.]

PANG SJ, ZHANG P, Yang BG, et al., 2018. Species diversity and community stability of *Betula alnoides* plantations in Daqingshan mountain areas of Guangxi [J]. J Cent South Univ Forest Technol, 38 (2): 103-107. [庞圣江，张培，杨保国，等，2018. 广西大青山西南桦人工林林下植物多样性与稳定性[J]. 中南林业科技大学学报，38 (2): 103-107.]

PETCHEY OL, 2004. On the statistical significance of functional diversity effects [J]. Funct Ecol, 18(3): 297-303.

RATCLIFFE S, HOLZWARTH F, NADROWSKI K et al., 2015. Tree neighbourhood matters-Tree species composition drives diversity-productivity patterns in a near-natural beech forest [J]. For Ecol Manage, 335: 225-234.

SAGAR R, RAGHUBANSHI AS, SINGH JS, 2003. Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India [J]. For Ecol Manage, 186(1) : 61-71.

SIEFERT A, RAVENSCROFT C, ALTHOFF D, et al., 2012. Scale dependence of vegetation–environment relationships: a meta-analysis of multivariate data [J]. J Veg Sci, 23(5): 942-951.

SUN DJ, WEN YG, LUO YH, et al., 2015. Effect of close-to-nature management on species diversity in a *Cunninghamia lanceolata* plantation [J]. For Res, 28(2): 202-208. [孙冬婧，温远光，罗应华，等，2015. 近自然化改造对杉木人工林物种多样性的影响[J]. 林业科学研究，28(2): 202-208.]

TANG HP, JIANG GM, 2000. Plant functional type and its significance in ecological research [J]. Chin J Appl Ecol, 11(3): 461-464. [唐海萍，蒋高明，2000. 植物功能型及其生态学意义[J]. 应用生态学报，11(3): 461-464.]

TURNBULL J.W (Ed.), 2003. *Eucalyptus* in Asia: proceedings of an international conference held in Zhanjiang [C]. Guangdong, Peoples' Republic China, 1-268.

TURNBULL, 1999. Eucalypt plantations [J]. New Forest, 17: 37-52.

WANG DB, JI SY, CEHN FP, 2001. A review on the species diversity of plant community [J]. Chin J Ecol, 20(4) : 55-60. [汪殿蓓，暨淑仪，陈飞鹏，2001. 植物群落物种多样性研究综述[J]. 生态学杂志，2001, 20(4):55-60.]

WANG ZH, DUAN CQ, QI LC, et al., 1998. A preliminary investigation of ecological issues arising in the man-made forest of *Eucalyptus* in China [J]. Chin J Ecol, 17(6): 64-68. [王震洪，段昌群，起联春，等，1998. 我国桉树林发展中的生态问题探讨[J]. 生态学杂志，17(6): 64-68.]

WEN J, ZHANG QL, LI JY, et al., 2019. Effects of thinning intensity on diversity of undergrowth vegetation and biomass in Larix gmelini forest [J]. J Cent S Univ For Technol, 39(5): 95-100. [温晶，张秋良，李嘉悦，等，2019. 间伐强度对兴安落叶松林林下植被多样性及生物量的影响[J]. 中南林业科技大学学报，39(5): 95-100, 118.]

WEN YG, YE D, CHEN F, et al., 2010. The changes of understory plant diversity in continuous cropping system of *Eucalyptus* plantations, South China [J]. J For Res, 15(4): 252-258.

WEN YG, 2008. Ecological, social and scientific development of *Eucalyptus* plantations [M]. Beijing: China Forestry Press: 1-135. [温远光，2008. 桉树生态、社会问题与科学发展[M]. 北京：中国林业出版社：1-135.]

WEN YG, ZHOU XG, YU SF, et al., 2018. The predicament and countermeasures of development of global *Eucalyptus* plantations [J]. Guangxi Sci, 25(2): 107-116. [温远光，周晓果，喻素芳，等，2018. 全球桉树人工林发展面临的困境与对策[J]. 广西科学，25(2): 107-116.]

WEN YG, ZHOU XG, ZHU HG, 2020. Theory, technology and practices in *Eucalyptus* plantations under eco-silviculture regime [M]. Beijing: Science Press: 1-245. [温远光，周晓果，朱宏光，2020. 桉树生态营林理论、技术与实践[M]. 北京：科学出版社：1-245.]

WEN YG, ZHOU XG, ZHU HG, et al., 2019. Theoretical exploration and practices of ecological management in *Eucalyptus* plantations [J]. Guangxi Sci, 26(2): 159-175. [温远光，周晓果，朱宏光，等，2019. 桉树生态营林的理论探索与实践[J]. 广西科学，26(2): 159-175.]

WU JP, LIU ZF, WANG XL, et al., 2011. Effects of understory removal and tree girdling on soil microbial community composition and litter decomposition in two *Eucalyptus* plantations in South China [J]. Funct Ecol, 25(4): 921-931.

YAN DF, HE W, YANG XT, 2020. Spatial distribution of plant diversity in shrub layer of *Quercus variabilis* plantation and its relationship with light environment [J]. Chin J Appl Ecol, 31(11): 3605-3613. [闫东锋，贺文，杨喜田，2020. 栓皮栎人工林灌木层植物多样性的空间分布及其与光环境的关系[J]. 应用生态学报，31(11): 3605-3613.]

YAN L, ZHANG XH, HAN ZM, et al., 2019. Responses of foliar phosphorus fractions to soil age are diverse along a 2 Myr dune chronosequence [J]. New Phytol, 223: 1621-1633.

YANG RD, 2007. The growth and ecological effects of artificial multi-storied mixed forest of *Eucalyptus* [J]. Fujian Forest Sci Technol, 34(3): 36-39+64. [杨瑞德，2007. 桉树人工混交复层林生长及生态效应研究[J]. 福建林业科技，34(3): 36-39+64.]

YOU YM, WU XP, MING AG, et al., 2018. Changes of plant functional group in understory and environmental interpretation in the transformation of typical coniferous plantation to native broadleaved species plantation in south subtropical China [J]. Chin J Ecol, 37(11): 3194-3201. [尤业明，吴溪玭，明安刚，等，2018. 南亚热带典型针叶林改造成乡土阔叶林后林下植物功能群的变化及其环境解释[J]. 生态学杂志，37(11): 3194-3201.]

ZHANG WW, XUE WY, YANG B, et al., 2019. Differences in community characteristics, species diversity, and their coupling associations among three *Quercus acutissima* forests in Qiaoshan [J]. Acta Ecol Sin, 39(11): 3991-4001. [张维伟，薛文艳，杨斌，等，2019. 桥山栎林群落结构特征与物种多样性相关关系分析[J]. 生态学报，39(11): 3991- 4001.]

ZHOU XG, 2016. Effects of understory plant functional groups loss on soil ecosystem multifunctionlity in *Eucalyptus* plantations [D]. Nanning: Guangxi University: 1-169. [周晓果，2016. 林下植物功能群丧失对桉树人工林土壤生态系统多功能性的影响[D]. 南宁：广西大学：1-169.]

ZHOU XG, ZHU HG, WEN YG, et al., 2020. Intensive management and declines in soil nutrients lead to serious exotic plant invasion in *Eucalyptus* plantations under successive short-rotation regimes [J]. Land Degrad Dev, 31: 297-310.